植 物 分 类 学 报 39(4):373~388(2001) [创刊50周年纪念特刊]
Acta Phytotaxonomica Sinica [Golden Jubilee issue]

稻属分类的现状及存在问题

[1]卢宝荣 [2]葛 颂 [3]桑 涛 [1]陈家宽 [2]洪德元
[1](复旦大学生物多样性科学研究所，教育部生物多样性与生态工程开放实验室 上海 200433)
[2](中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室 北京 100093)
[3](*Department of Botany and Plant Pathology*, *Michigan State University*, East Lansing, MI 48824, USA)

The current taxonomy and perplexity of the genus *Oryza* (Poaceae)

[1]LU Bao-Rong [2]GE Song [3]SANG Tao [1]CHEN Jia-Kuan [2]HONG De-Yuan
[1](*Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering*, *Institute of Biodiversity Science*, *Fudan University*, Shanghai 200433, P. R. China)
[2](*Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany*, *Institute of Botany*, *the Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100093, P. R. China)
[3](*Department of Botany and Plant Pathology*, *Michigan State University*, East Lansing, MI 48824, USA)

Abstract The genus *Oryza* L. is one of the most important plant groups in the grass family (Poaceae), which includes more than 20 species and is distributed in tropics and subtropics of the world. The future breakthrough of rice breeding relies greatly on the exploration and utilization of rich germplasm in the rice genepool, particularly the wild rice species. Because of its significant importance in the agricultural production, the genus *Oryza* has attracted much attention of many taxonomists, geneticists, breeders, and molecular biologists for various kinds of research. During the last two hundred and fifty years since the first description of the genus *Oryza* by Linnaeus, great changes have taken place in the genus in terms of number of species and taxonomic status. Many taxonomists have made extensive researches on species circumscription and taxonomic ranking at the subgenus level, which was essential for the establishment of the modern taxonomic systems of *Oryza*. The taxonomic system established by Roschevicz (1931) based on his comprehensive and detailed studies on plant specimens and literature provided an important foundation for the modern taxonomy of the genus *Oryza*. Sharma & Shastry (1965) offered a taxonomic system of *Oryza*, which was essentially influenced by that of Roschevicz. This system treated subgenus rank properly, but their definition of *Oryza* was in a much wider sense and several species in this system have been excluded from the current *Oryza*. Vaughan (1989) extensively studied and compared *Oryza* samples from all over the world and provided a taxonomic system including updated data such as morphological variation, geographic distribution, and genome constitution of each species. This system not only adopted a reasonable generic definition, but also provided a good reference of species relationship. Unfortunately, the subgenus rank "complex" used by Vaughan (1989) does not have any legitimate standing in the International Code of Botanic Nomenclature (ICBN). Lu (1999) summarized the major taxonomic studies of previous authors including new species published in *Oryza* over the past ten years, and proposed an *Oryza* taxonomic system with 3 sections, 7 series and 24 species. We provided in this paper the most updated studies of the *Oryza* species and suggested a revised version of *Oryza* taxonomy with a morphological key to species. We also discussed the existing problems in the taxonomy of

2000-05-10 收稿。
基金项目：国家自然科学基金(NSFC-30025005)资助。

the genus *Oryza*.

Key words Poaceae; Oryzeae; *Oryza*; Taxonomy; Species relationship; Morphology

摘要 稻属 *Oryza* L.是禾本科中重要的植物类群,该属含20余种,广泛分布于全球热带和亚热带地区。未来水稻育种的重大突破还将有赖于对稻属基因库中丰富种质资源,特别是野生稻资源的利用和开发。由于稻属植物在农业生产中的重要作用,引起了众多的植物分类学家、遗传学家、育种学家和分子生物学家的广泛研究。稻属自 Linnaeus 于1753年建立以来的200多年中,无论在物种的数量和分类系统上都产生了很大的变化。多位学者对稻属的属以下等级和种间的分类都做了详细的工作,对稻属现代分类系统的建立起到了重要的作用。Roschevicz (1931) 对稻属全面深入的研究为后来的稻属系统分类奠定了基础。Sharma & Shastry (1965) 建立的稻属分类系统在很大程度上受了 Roschevicz(1931)工作的影响,对属以下种以上的分类等级也处理得较合理,但是他们对稻属的分类定义较为广泛,包括了好几个如今已不放在稻属的物种。Vaughan (1989)对全球的稻属标本进行了较为全面的查证和研究,他建立的稻属系统不仅在属的界定上更为合理,而且对稻属中各物种的形态变异、地理分布和种间的关系,都有更清楚的描述。遗憾的是,Vaughan (1989) 采用的属下等级 ——"复合体"(complex),不符合国际植物命名法规(ICBN)的规定。Lu(1999)在对前人大量工作的基础上,结合现代对稻属的研究成果并包括了近年来发表的一些新种,建立了稻属3组7系24种的分类系统。本文结合最新的研究成果对稻属作了进一步的修订,列出了以形态特征为基础的分种检索表,并对稻属分类中仍存在的一些问题进行了讨论。

关键词 禾本科; 稻族; 稻属; 分类; 种间关系; 形态特征

稻属 *Oryza* L.是禾本科中与人类生活密切相关的一个植物类群。该属含有两个栽培种及20余个野生种,广泛分布于全球热带和亚热带地区。起源于南亚和东南亚的亚洲栽培稻 *O. sativa* L.为全球近一半的人口提供粮食,而起源于西非的非洲栽培稻 *O. glaberrima* Steud.也对非洲的文明起到了积极的作用(Bellon *et al*., 1998)。

在当今全球人口继续增长而耕地面积和水资源逐渐减少的严峻挑战下,只有通过提高水稻的单位面积产量才能满足人类不断增加的粮食需求。而这一目标的实现和未来水稻育种的重大突破将在很大程度上依赖于对稻基因库(rice gene pool),特别是对野生稻中丰富基因资源的开发和持续利用。这一对策已为育种实践中的大量实例所证明,如:普通野生稻 *O. rufipogon* Griff.雄性不育(MS)基因的发现、转育和三系配套,为杂交水稻的育成和杂种优势的利用作出了巨大的贡献(Yuan, 1993);一年生普通野生稻 *O. nivara* Sharma et Shastry 中的草丛矮缩病毒(grassy stunt virus)抗性基因的发现和将其导入栽培水稻,为抗草丛矮缩病水稻品种的育成提供了唯一的抗源(Khush, 1977)。仅上述两项野生稻基因资源利用的成功实例所创造的价值已是以亿元为单位来计算的。此外,还有很多的野生稻重要基因资源, 如抗病、抗虫、耐涝、耐盐等,在稻基因资源的开发和水稻现代育种工作中,具有非常重要的意义(Brar & Khush, 1997)。对稻属的合理分类和种间关系的澄清不仅对稻属遗传资源的高效利用至关重要,而且也与稻属资源的合理保护密切相关。由于稻属的这样一个特殊重要地位,历史上对稻属的分类研究很多。然而,由于稻属分类中可依据的形态性状少,而且许多形态性状在一些物种内变异较大、种间差异很小,加上杂交事件和多倍体的普遍存在以及类群地理分布广、分布式样复杂等等,造成稻属分类处理比较混乱,分类系统众多。因此,非常有必要对稻属分类的历史进行回顾并对稻属的分类作一较为合理的修订。

1　稻属分类的历史回顾

稻属是禾本科稻族(Oryzeae Dumortier)中种类最多、分布最广泛的属(表 1)。该属的大多数物种分布于亚洲、非洲、南美洲及澳洲的热带及亚热带湿地生境,有 4 个种多在潮湿林下的旱生环境中生长。

表 1　稻族中各属的物种数及其染色体数目和地理分布
Table 1　Genera in the tribe Oryzeae and their chromosome number and distribution

属名 Genus	种数 No. of species	染色体数目 Chromosome no.	地理分布(气候带) Distribution (climate zone)
山涧草属 *Chikusiochloa*	3	24	中国，日本 (热带) China, Japan (Tropics)
水禾属 *Hygroryza*	1	24	亚洲 (热带和温带) Asia (Tropics and temperate)
Hydrochola	1	?	美国、墨西哥 (热带和温带) America, Mexico (Tropics and temperate)
假稻属 *Leersia*	20	48, 60, 96	全世界 (热带和温带) Worldwide (Tropics and temperate)
Luziola	11	24	南美及北美洲 (热带和温带) South and North America (Tropics and temperate)
Maltebrunia	5	?	热带非洲及南非 (热带) Tropical and South Africa (Tropics)
稻属 *Oryza*	25	24, 48	全球热带 (热带) Worldwide (Tropics)
Porteresia	1	48	南亚 (热带) South Asia (Tropics)
Prosphytochloa	1	?	南非 (热带) South Africa (Tropics)
Potamophila	1	24	澳大利亚 (热带和温带) Australia (Tropics and temperate)
Rhynchoryza	1	24	南美洲 (温带) South America (Temperate)
菰属 *Zizania*	4	30, 34	欧洲，亚洲，北美洲 (热带和温带) Europe, Asia, and North America(Tropics and temperate)
假菰属 *Zizaniopsis*	5	24	南美及北美洲 (热带和温带) South and North America (Tropics and temperate)

稻属由林奈在《植物种志》(Species Plantarum)(Linnaeus, 1753)中建立。该属的模式——亚洲栽培稻 *O. sativa* 是基于来自埃塞俄比亚的标本描述的。在稻属建立之后的两个多世纪中,不同的学者对稻属植物进行了大量的研究。19 世纪以前所描述的与稻属有关的物种已超过了 100 个以上(Vaughan, 1989),后来又对属以下种以上的分类等级以及属的分类界限作过多次修订。在众多的稻属分类研究中,有几位重要分类学家的工作对稻属现代分类系统的建立起到了关键性的作用。

19 世纪末,在稻属大量物种被描述而且分类混乱、物种间关系不清的状况下,Baillion (1894) 对稻属植物进行了详细研究并第一次对稻属进行了系统的分类处理。他将当时的稻属界定为 5 个种,并将其划分在 4 个组中,即:sect. *Euoryza* (含 *O. sativa*), sect.

Padia（含 *O. meyerana*），sect. *Potamophila*（含 *O. parviflora*）以及 sect. *Maktebrunia*（含 *O. leersioides* 和 *O. prehensilis*）。虽然后2个组已经在稻属的现代分类处理中被划分到了另外的属(见 Vaughan, 1989)中，但 Baillion 对稻属物种的整理和分类处理，无疑对后来的稻属分类产生了深远的影响。在 Prodoehl(1922)的稻属分类中，种的数目已增至16个，但他并没有指明属以下种以上的分类处理。特别值得注意的是俄国著名分类学家 Roschevicz(1931)的工作。他在对稻属的大量植物标本和资料进行了仔细查阅和研究之后，对稻属的分类作了非常系统的整理和订正，并对许多个种配以插图和进行了详细的描述。他在对前人的工作进行评述和修订的基础上，建立了一个稻属分类系统，该系统包含了20个种，归于4个组。最大的 sect. *Oryza* 包含12个种，sect. *Granulata* 只有2个种，sect. *Coarctata* 包含了5个种，而 sect. *Rhynchoryza* 则仅含1个种。Roschevicz (1931)的 sect. *Oryza* 和 sect. *Granulata* 分别与 Baillion (1894)的 sect. *Euoryza* 和 sect. *Padia* 在定义上是相同的，但在 Roschevicz(1931)的 sect. *Oryza* 中，物种的数目已有了显著增加。虽然在后来的稻属分类系统中，sect. *Coarctata* 和 sect. *Rhynchoryza* 均被作为稻族中独立的属来处理，但是 Roschevicz (1931) 的稻属分类系统为后来的稻属分类奠定了基础。自 Roschevicz (1931) 对稻属的分类订正之后，许多学者，如：Chevalier (1932), Chatterjee (1948), Sampath (1962), Tateoka (1963), Ghose *et al*. (1965), Chang (1985), Vaughan (1989), Lu (1999)等，对稻属的分类都作了大量的工作并提出了各自的稻属分类系统。在属以下种以上等级的划分上以及对物种的界定上，各国的稻属分类学者、细胞遗传学家和水稻育种家都有各自不同的处理和观点，但这些不同的稻属分类系统均在各国被不同程度地采用。

2 稻属属的界定和属下等级的处理

稻属自 Linnaeus (1753) 发表之后，由一个种发展到后来的数十个种，在属的界定上也发生过多次的变动。早期的稻属分类学家自 Baillion (1894) 起直至后来的 Prodoehl (1922), Roschevicz (1931), Chevalier (1932), Chatterjee (1948), Sampath (1962), Tateoka (1963), Ghose *et al*. (1965), Sharma & Shastry (1965, 1972) 以及 Oka (1988) 等，对稻属的界定是比较广义的。在他们的分类系统中，稻属还包括了目前已经被放到其他属的一些种类，如：*Oryza angustifolia* Hubb.（现在应为 *Leersia angustifolia* Munro. ex Prodoehl), *Oryza perrieri* Camus [应为 *Leersia perrieri* (Camus) ex Launert], *Oryza tisseranti* A. Chev. [应为 *Leersia tisseranti* (Chev.) Launert], *Oryza coarctata* Roxb. [应为 *Porteresia coarctata* (Roxb.) Tateoka] 和 *Oryza subulata* Nees [应为 *Rhynchoryza subulata* (Nees) Baill.]。然而，后来的一些学者，如 Chang (1985), Vaughan(1994, 1989)和 Lu(1999)结合形态学和细胞遗传学的研究结果，将稻属界定为具有以下主要形态学特征的类群：1)圆锥花序上的小穗只包含一个顶端可育小花，而每小花包含1枚外稃，1枚内稃，6枚雄蕊和1枚具二裂羽状柱头的雌蕊；2)可育小花的两侧具有2枚高度退化的小花形成的第一和第二不育外稃(有时被称之为第一颖和第二颖)而通过小穗轴连接于小花的基部。在这一定义之下，一些以前属于稻属的物种都被划分到了稻族的其他属中(Lu, 1999; Vaughan, 1989)。

稻属属以下种以上等级的分类在历史上也曾发生过较大的变化。Roschevicz (1931) 将稻属的20个物种划分为4个组，即 sect. *Sativa*, sect. *Granulata*, sect. *Coarctata*, 和

sect. *Rhynchoryza*，这一划分对后来稻属属以下的分类起到了奠基性作用。但在后来的分类系统中，按照植物命名法规，对 Roschevicz（1931）所用的组名有所更改。Roschevicz（1931）发表的 sect. *Sativa* 和 sect. *Granulata* 分别与 Baillion（1894）的 sect. *Euoryza* 和 sect. *Padia* 具有相同的含义。但按照国际植物命名法规（ICBN）自动名原则（Greuter, 2000）应该用 sect. *Oryza* 这一正确的组的命名来取代 sect. *Euoryza* 和 sect. *Sativa*，同时，由于 sect. *Padia* 是由 Billion 在 1894 年正式发表的，早于 Roschevicz（1931）发表的 sect. *Granulata*，故 sect. *Padia* 是有效的组名，而 sect. *Coarctata* 和 sect. *Rhynchoryza* 按照前述作者对稻属的界定已经被划分到稻族的其他属中。

在稻属属以下种以上等级的分类中，值得一提的是 Sharma & Shastry（1972, 1965）和 Vaughan（1989）的分类系统。Sharma & Shastry（1972, 1965）的稻属分类系统在很大程度上受到了 Roschevicz（1931）的影响而采用了组和系的属下分类等级，但是后来无论是在属下分类等级的处理上还是各组、系所包含的物种数目上都有了显著的差异。Sharma & Shastry（1965）将稻属分为 3 个组 7 个系，即：sect. *Oryza*（包括 ser. *Latifolia*，ser. *Sativae* 和 ser. *Australienses*），sect. *Padia*（包括 ser. *Schlechterianae*，ser. *Meyerianae* 和 ser. *Ridleyanae*）以及 sect. *Angustifolia*（包括 ser. *Brachyanthae* 和 ser. *Perrierianae*）。而在 Sharma & Shastry（1972）的分类处理中，sect. *Oryza* 中已不再含 ser. *Australienses*。在 Sharma & Shastry 系统中一共收录 26 个种，所有 sect. *Oryza* 和 sect. *Padia* 中包含的物种均与本文作者对稻属的界定一致，即我们认为这些种应该放在稻属中。但是 sect. *Angustifolia* 中的大多数物种，包括该组的模式 *O. angustifolia* 均已不应再归放到本文作者所界定的稻属之中，而应被归放到稻族的其他属中。只有 *O. brachyantha* 仍应被保留在稻属。

另一个属下分类系统是 Vaughan（1989）按复合体（complex）来归并稻属中不同物种的系统。Vaughan（1989）的属下分类方法，显然是受 Tateoka（1962）对稻属分类的影响。Tateoka（1962）基于自己对大量稻属植物标本的考证，对前人的稻属分类作了大规模的修订。在其分类研究过程中，他明显感到稻属不同物种的形态变异的不同。有的物种有比较大的种间差异，但有的物种则种间界限不太明显。因此他基于形态变异的式样将稻属植物划分为两大类，第一类包含了界限较明显的物种，如：*O. schlechteri*，*O. australiensis*，*O. brachyantha*，*O. coarctata*，*O. angustifolia*，*O. perrieri*，和 *O. tisseranti*；而第二类则包含了分类上比较困难的物种。Tateoka（1962）将所有分类上比较困难的物种放到 5 个复合体中，即：*O. latifolia* 复合体（含 7 个种），*O. sativa* 复合体（含 3 个种），*O. glaberrima* 复合体（含 3 个种），*O. ridleyi* 复合体（含 2 个种）和 *O. meyeriana* 复合体（含 2 个种）。他认为复合体之间的物种分类界限很明显，但是复合体内部的物种之间分类界限不明显。在 Tateoka（1962）分类处理的启发下，Vaughan（1989）建立了一个 4 个复合体的稻属分类系统。这个系统包含了 22 个种，分别归属于 *O. sativa* 复合体（含 8 个种），*O. officinalis* 复合体（含 8 个种），*O. ridleyi* 复合体（含 2 个种）和 *O. meyeriana* 复合体（含 2 个种）。但是，他未将另 2 个种，*O. schlechteri* 和 *O. brachyantha* 归入任何复合体中。Vaughan（1989）对稻属的分类有以下几个重要特点：1）该分类系统建立在对全世界稻属植物标本的全面查证和对前人各分类系统的分析和取舍基础上的，因此该系统在 Chang（1985）对稻属分类的基础上，将 *O. angustifolia* 等几个种从稻属中分了出去，使稻属的界定较为合理；2）该分

类系统给出了所有物种的地理分布区图,使读者对稻属各种的全球分布有一个很直观的认识;3)该系统对各物种的描述还结合了细胞遗传学和染色体组的资料,不仅使稻属的形态分类与现代生物学研究的结果相结合,而且使读者对于稻属各物种之间以及各复合体之间的进化关系有了进一步的理解。因此,Vaughan (1989) 系统是在考证了大量稻属植物标本和资料,并结合染色体组资料基础上建立的,得到了大多数分类学工作者,特别是细胞遗传学家、分子生物学家和育种学家的认可。随后,Vaughan (1994)编著了《水稻的野生近缘种——遗传资源手册》一书,对稻属各个种的形态进行了描述,对地理分布、生境特点以及各种间的关系等作了更进一步的阐明,同时书中还包括了他自己新发表的采自斯里兰卡的新种 *Oryza rhizomatis* Vaughan。遗憾的是,在这本书中他改变了过去的观点(Vaughan, 1989),建议将分布于南美的 *O. glumaepatula* 与原产于亚洲的 *O. rufipogon* 合并为一种。而后来的研究表明 *O. glumaepatula* 是一个独立的种,不应该与 *O. rufipogon* 合并(Ge *et al*., 1999b; Naredo *et al*., 1998; Lu *et al*.,1998; Juliano *et al*., 1998)。

然而,自从 Sharma & Shastry (1972, 1965) 的稻属分类系统发表以来,已有好几个新种,包括 *O. meridionalis* Ng, *O. rhizomatis* 以及 *O. neocaledonica* Morat 等增加到稻属中,同时一些被 Sharma & Shastry (1972, 1965) 认可的稻属物种,如 *O. cubensis* Ekman, *O. angustifolia*, *O. perrieri*, *O. tisseranti* 和 *O. coarctata* 等,成为不合法的种名或已从稻属中划分了出去。因此 Sharma & Shastry (1972, 1965) 对稻属的界限需要修正,而且稻属所含的物种数也需要结合现代研究的资料予以更正。Vaughan (1989) 的稻属分类系统虽然较为客观地反映了该属的界限,也比较实际地反映了目前稻属所含的物种数目。但是他所采用的属下分类等级"复合体"不符合国际植物命名法规(21.1 条) 对属下分类等级的规定(Greuter *et al*., 2000)。同时在这一系统中,有2个种被置放于4个复合体之外,这种分类处理是不恰当的。因此上述两个系统都存在明显的不足,需要进一步完善。Lu (1999) 在研究了 Roschevicz (1931), Sharma & Shastry (1965) 和 Vaughan (1989) 稻属分类系统的基础上,结合现代已发表的稻属分类学资料,提出一个3组7系24种的稻属分类系统。这一分类系统的最大一个组 sect. *Oryza* 包括了 ser. *Latifoliae* (含8个种), ser. *Australienses*(含1个种)和 ser. *Sativae* (含8个种)。第二个组 sect. *Padia* 由 ser. *Meyerianae* (含3个种), ser. *Ridleyanae*(含2个种)和 ser. *Schlechterianae*(含1个种)这3个系构成。两个组基本上保持了 Sharma & Shastry (1965) 对 sect. *Oryza* 和 sect. *Padia* 的界定,只是在物种上作了一些增减。Lu (1999) 以 *O. brachyantha* 为模式建立了第三个组 sect. *Brachyantha* B. R. Lu,该组只包含了1个系 ser. *Brachyanthae*, 1个种。这一分类系统既合理地反映了目前稻属的物种数目及其种间关系,同时也在很大程度上支持了形态学、细胞学和分子生物学对稻属各物种研究的结果。

3 稻属的分类现状

自 Lu (1999) 稻属的分类历史及现状发表以后,一些稻属中存在的问题相继被澄清,如 *Oryza malampuzhaensis* Krishn. et Chandr. 自发表以来(Krishnashamy & Chandrasekharan, 1957),一直找不到强有力的证据证明该种的独立性,故 Vaughan (1989) 将该种处理为 *O. officinalis* 的异名。Li *et al*. (2001, 2000)通过基因组原位杂交 (GISH) 的方法证明了 *O.*

malampuzhaensis 为四倍体，含有 BBCC 染色体组，与含 CC 染色体组的二倍体 *O. officinalis* 有显著的差异，同时也找到了 *O. malampuzhaensis* 和 *O. officinalis* 在形态上的重要区别，因而建议将 *O. malampuzhaensis* 恢复到种的等级。Gong *et al*. (2000)通过对 *O. granulata* 和 *O. meyeriana* 的形态分析、有性杂交和染色体组配对分析发现这两种野生稻形态相似而且没有生殖隔离，故将 *O. granulata* 和 *O. meyeriana* 合并为一种，而采用种名 *O. granulata*。再如 *O. punctata* 具有二倍体和四倍体两种不同的细胞学类型，二倍体 *O. punctata* 含 BB 染色体组而四倍体 *O. punctata* 为 BBCC 染色体组(Vaughan, 1989)，显然这两种细胞类型不应属于同一种。Sano (1980) 曾指出 *O. punctata* 一年生的二倍体类型与其多年生的四倍体类型在某些形态特征上，如株高、小穗长、剑叶宽及花药长度等方面均有明显的差异。因此有的学者(如 Sharma & Sampath, 1985)建议将二倍体类型命名为 *O. punctata*，而把四倍体的类型命名为 *O. schweinfurthiana* Prodoehl。

根据前人对稻属的不同分类系统以及目前对稻属研究资料的积累和分析，我们建议对稻属的分类作如下处理(表 2)。

表 2　稻属的分类系统及各物种的染色体数、染色体组和地理分布
Table 2　Chromosome number, genome content, and distribution of species in the genus *Oryza*

分类群 Taxon	2n	基因组 Genome	分布 Distribution
Ⅰ. Sect. *Padia* (Zoll. et Mor) Baill. 1. Ser. *Meyerianae* Sharma et Shastry			
颗粒野稻 *O. granulata* Nees et Arn ex Wall.	24	GG	南亚，东南亚 South and Southeast Asia
新喀里多野稻 *O. neocaledonica* Morat	24	GG	新喀里多尼亚 New Caledonia
2. Ser. *Ridleyanae* Sharma et Shastry			
长颖野稻 *O. longiglumis* Jansen	48	HHJJ	印尼伊里安查亚，巴布亚新几内亚 Irian Jaya, Indonesia and Papua New Guinea
马来野稻 *O. ridleyi* Hook f.	48	HHJJ	南亚 South Asia
3. Ser. *Schlechterianae* Sharma et Shastry			
西来特野稻 *O. schlechteri* Pilger	48	HHKK	巴布亚新几内亚，印尼伊里安查亚 Papua New Guinea and Irian Jaya, Indonesia
Ⅱ. Sect. *Brachyantha* B. R. Lu 4. Ser. *Brachyanathae* Sharma et Shastry			
短花药野稻 *O. brachyantha* Chev. et Roehr.	24	FF	非洲 Africa
Ⅲ. Sect. *Oryza* L. 5. Ser. *Latifoliae* Sharma et Shastry			
高杆野稻 *O. alta* Swallen	48	CCDD	拉丁美洲 South and Central America

Table 2 (continued)

分类群 Taxon	2n	基因组 Genome	分布 Distribution
紧穗野稻 *O. eichingeri* Peter	24, 48	CC *	南亚，东非 South Asia and East Africa
大颖野稻 *O. grandiglumis* (Doell) Prod.	48	CCDD	拉丁美洲 South and Central America
阔叶野稻 *O. latifolia* Desv.	48	CCDD	拉丁美洲 South and Central America
马蓝普野稻 *O. malampuzhaensis* Kishn. et Chandr.	48	BBCC	印度 India
小粒野稻 *O. minuta* J. S. Presl. et C.B. Presl.	48	BBCC	菲律宾，巴布亚新几内亚 Philippine and Papua New Guinea
药用野稻 *O. officinalis* Wall ex Watt	24, 48	CC *	亚洲热带、亚热带，澳大利亚热带 Tropical and subtropical Asia, Tropical Australia
斑点野稻 *O. punctata* Kotechy ex Steud.	24	BB	非洲 Africa
根茎野稻 *O. rhizomatis* Vaughan	24	CC	斯里兰卡 Sir Lanka
非洲野稻 *O. schweinfurthiana* Prod.	48	BBCC	非洲 Africa
6. Ser. *Australianses* Tateoka ex Sharma et Shastry			
澳洲野稻 *O. australiensis* Domin.	24	EE	澳大利亚热带 Tropical Australia
7. Ser. *Sativae* Sharma et Shastry			
短舌野稻 *O. barthii* A. Chev.	24	AA	非洲 Africa
非洲栽培稻 *O. glaberrima* Steud.	24	AA	西非 West Africa
展颖野稻 *O. glumaepatula* Steud.	24	AA	拉丁美洲 South and Central America
长雄蕊野稻 *O. longistaminata* Chev. et Roehr	24	AA	非洲 Africa
南方野稻 *O. meridionalis* Ng	24	AA	澳大利亚热带 Tropical Australia
一年生野稻 *O. nivara* Sharma et Shastry	24	AA	亚洲热带、亚热带 Tropical and subtropical Asia
普通野稻 *O. rufipogon* Griff.	24	AA	亚洲热带、亚热带，澳大利亚热带 Tropical and subtropical Asia, Tropical Australia
亚洲栽培稻 *O. sativa* L.	24	AA	全世界 Worldwide

* 该种存在染色体数目为48的四倍体类型.
Tetraploid form with 48 chromosomes has also been found in the species.

稻属各种的形态检索表

1a. 小穗短于2 mm，茎节具毛 ………………………… **O. schlechteri**

1b. 小穗长于2 mm，茎节通常无毛 ………………………… 2

2a. 外稃无芒,内、外稃表面具疣粒或钩状毛 …… 3
2b. 外稃具芒或小尖头,无疣粒或钩状毛 …… 4
3a. 内、外稃表面具钩状毛 …… **O. neocaledonica**
3b. 内、外稃表面具疣粒 …… **O. granulata**
4a. 不孕外稃针状或刚毛状 …… 5
4b. 不孕外稃线形或线状披针形 …… 7
5a. 一年生,植株矮小,小穗窄于 1.6 mm …… **O. brachyantha**
5b. 多年生,植株高大,小穗宽于 1.8 mm …… 6
6a. 小穗 7.6～12.7 mm 长,不孕外稃是小穗长度的 0.3～0.8 倍 …… **O. ridleyi**
6b. 小穗 7～8.2 mm 长,不孕外稃是小穗长度的 0.8～1.3 倍 …… **O. longiglumis**
7a. 小穗具弯型的小穗轴,小穗与枝梗连接处斜形,外稃与芒之间具关节 …… 8
7b. 小穗具直型的小穗轴,小穗与枝梗连接处平形,外稃与芒之间不具关节 …… 15
8a. 基部叶的叶舌通常短于 10 mm,先端圆形或截平,花序很少具有二次分枝 …… 9
8b. 基部叶的叶舌通常长于 10 mm,先端尖形或二裂,花序通常具有二次分枝 …… 10
9a. 栽培种,小穗于成熟时宿存,通常无芒 …… **O. glaberrima**
9b. 野生种,小穗成熟时脱落,通常具长芒 …… **O. barthii**
10a. 一年生或二年生,花药通常短于 2.5 mm …… 11
10b. 多年生,花药通常长于 3 mm …… 13
11a. 栽培种,小穗于成熟时宿存,通常无芒 …… **O. sativa**
11b. 野生种,小穗于成熟时脱落,通常具长芒 …… 12
12a. 小穗细长,宽度通常小于 2 mm,芒的基部较粗 …… **O. meridionalis**
12b. 小穗较宽,宽度通常大于 2 mm,芒的基部不粗 …… **O. nivara**
13a. 植株明显具有根茎 …… **O. longistaminata**
13b. 植株通常不具根茎 …… 14
14a. 植株基部的茎易脆断,小穗 6.6～11 mm 长,花药占据小花内 2/3～3/4 的空间 …… **O. glumaepatula**
14b. 植株具高位分蘖,小穗 4.5～10.6 mm 长,花药占据小花内的全部空间 …… **O. rufipogon**
15a. 具根茎,花序轴从基部至顶端具刚毛或粗糙 …… **O. australiensis**
15b. 有时具根茎,花序轴平滑或具纤毛 …… 16
16a. 植株高大,叶片通常宽于 2 cm …… 17
16b. 植株相对较小,叶片窄于 2 cm …… 19
17a. 不孕外稃几乎等长于可孕花之内外稃 …… **O. grandiglumis**
17b. 不孕外稃远远短于可孕花之内外稃 …… 18
18a. 叶片窄于 5 cm,小穗短于 7 mm …… **O. latifolia**
18b. 叶片宽于 5 cm,小穗长于 7 mm …… **O. alta**
19a. 花序的基部通常具 2 或更多(3～5)长度相近的分枝 …… 20
19b. 花序的基部通常不具轮生的分枝,一般为 1～2 分枝 …… 22
20a. 植株通常具短的根茎,芒短于 2 cm 或无 …… **O. officinalis**
20b. 植株丛生,芒通常长于 2 cm …… 21

21a. 一年生,二倍体,植株较高,小穗相对较大 ······ **O. punctata**
21b. 多年生,四倍体,植株较矮,小穗相对较小 ······ **O. schweinfurthiana**

22a. 植株具根茎,花序开展,小穗通常长于 6 mm ······ **O. rhizomatis**
22b. 植株不具根茎,花序部分开展,小穗通常短于 6 mm ······ 23

23a. 植株蔓生或散丛生,小穗通常短于 5 mm ······ **O. minuta**
23b. 植株丛生,小穗通常长于 5 mm ······ 24

24a. 花序较大,小穗长圆形,表面毛较多 ······ **O. eichingeri**
24b. 花序较小,小穗扁圆形,表面毛较少 ······ **O. malampuzhaensis**

Key to species of the genus *Oryza*

1a. Spikelets < 2 mm long, nodes hairy ······ **O. schlechteri**
1b. Spikelets > 2 mm long, nodes usually not hairy ······ 2

2a. Spikelets awnless, surface of lemma and palea granulate or with hooked hairs ······ 3
2b. Spikelets with awns or short apiculus at the tip of lemma, not granulate ······ 4

3a. Surface of lemma and palea with hooked hairs ······ **O. neocaledonica**
3b. Surface of lemma and palea granulate ······ **O. granulata**

4a. Sterile lemma subulate or setaceous ······ 5
4b. Sterile lemma linear or linear-lanceolate ······ 7

5a. Annual, small plants, spikelets < 1.6 mm wide ······ **O. brachyantha**
5b. Perennial, large plants, spikelets > 1.8 mm wide ······ 6

6a. Spikelet 7.6 ~ 12.7 mm long, sterile lemma 0.3 ~ 0.8 times as long as spikelets ······ **O. ridleyi**
6b. Spikelets about 7 ~ 8.2 mm long, sterile lemma 0.8 ~ 1.3 times as long as spikelets ······ **O. longiglumis**

7a. Spikelets with comma-shaped rachilla, oblique articulation, mucronate lemma ······ 8
7b. Spikelets with straight rachilla, horizontal or slightly oblique articulation, non-mucronate lemma ······ 15

8a. Ligule of lower leaves usually < 10 mm long, tip rounded or truncate, panicle rarely has secondary branching ······ 9
8b. Ligule of lower leaves > 10 mm long, tip acute or two-cleft, panicle usually has secondary branching ······ 10

9a. Cultivated species, spikelets persistent at maturity, usually awnless ······ **O. glaberrima**
9b. Wild species, spikelets shattering at maturity, with long awn ······ **O. barthii**

10a. Annual, anthers usually < 2.5 mm long ······ 11
10b. Perennial, anthers usually > 3 mm long ······ 13

11a. Cultivated species, spikelets persistent at maturity, usually awnless ······ **O. sativa**
11b. Wild species, spikelets shattering at maturity, with long awn ······ 12

12a. Spikelets slender, usually < 2mm wide, base of awns thick ······ **O. meridionalis**
12b. Spikelets broad, usually > 2 mm wide, base of awns not thick ······ **O. nivara**

13a. Rhizomatous habit ······ **O. longistaminata**
13b. Plant usually not rhizomatous ······ 14

14a. Plants with brittle culm near the base, spikelets 6.6 ~ 11 mm long, anthers occupying 2/3 or 3/4 of the spikelets ········ **O. glumaepatula**

14b. Plants with high nodal tillering, spikelets 4.5 ~ 10.6 mm long, anthers occupying the entire length of the spikelets ········ **O. rufipogon**

15a. Rhizomatous, axis of the panicles hispid-scabrous towards the tip ········ **O. australiensis**

15b. Sometimes rhizomatous, axis of the panicle branches glabrous or hairy ········ 16

16a. Plants large, leaf blades > 2 cm wide ········ 17

16b. Plants relatively small, leaf blades < 2 cm wide ········ 19

17a. Sterile lemma almost as long as the fertile lemma ········ **O. grandiglumis**

17b. Sterile lemma much shorter than the fertile lemma ········ 18

18a. Leaf blades < 5 cm wide, spikelets < 7 mm long ········ **O. latifolia**

18b. Leaf blades > 5 cm wide, spikelets > 7 mm long ········ **O. alta**

19a. Panicle base usually with 2 or more (often 3 ~ 5) equally long branches ········ 20

19b. Panicle base lacking whorl of branches, usually 1 ~ 2 branches ········ 22

20a. Usually shortly rhizomatous, awns < 2 cm or absent ········ **O. officinalis**

20b. Tufted habit, awns usually > 2 cm long ········ 21

21a. Annual, diploid, plant tall, spikelets relatively large ········ **O. punctata**

21b. Perennial, tetraploid, plant short, spikelets relatively small ········ **O. schweinfurthiana**

22a. Rhizomatous, open panicles, spikelets usually > 6 mm long ········ **O. rhizomatis**

22b. Nonrhizomatous, semi-open panicles, spikelets < 6 mm long ········ 23

23a. Creeping habit, spikelets usually < 5 mm long ········ **O. minuta**

23b. Tufted habit, spikelets usually > 5 mm long ········ 24

24a. Panicle relatively large, spikelets oblong, hairy on surface ········ **O. eichingeri**

24b. Panicle relatively small, spikelets oblate-oblong, less hairy ········ **O. malampuzhaensis**

4 稻属分类存在的问题

由于稻属在粮食生产和育种实践中具有重要作用,所以吸引了不少植物分类学家、细胞遗传学家和分子生物学家对其进行研究。目前已在研究的各个方面积累了大量的资料(Joshi, 2000; Ge *et al*., 1999a, 1999b; Aggarwal *et al*., 1999, 1997; Wang *et al*., 1992)。由于各学科的交叉和渗透,人们对有关稻属分类和属内物种之间关系的许多问题有了新的认识,但同时也引出了一些分类处理方面应该考虑的问题。现将存在的一些主要问题简述于下。

4.1 栽培稻 *O. sativa* 和 *O. glaberrima* 及其祖先种的分类

亚洲栽培稻 *O. sativa* 的祖先种被认为是 *O. rufipogon* (Oka, 1974; Sampath & Govimdaswaml, 1958) 或 *O. nivara* (Chang, 1976)。其驯化栽培至少有 11000 多年的历史(Normile, 1997)。非洲栽培稻 *O. glaberrima* 的祖先种是 *O. barthii* (= *O. breviligulata* Chev. et Roehr.),其驯化栽培也有几千年的历史(Second, 1982; Oka, 1974)。这几种稻属植物都含 AA 染色体组,而具有较近的亲缘关系。特别是 *O. sativa* 与其野生祖先种 *O.*

rufipogon 和 *O. nivara* 以及 *O. glaberrima* 与其祖先种 *O. barthii* 之间的亲缘关系很近，几乎不存在生殖隔离(Lu *et al.*, 2000)。很明显，*O. sativa*, *O. rufipogon* 和 *O. nivara* 应属同一个生物学种，而 *O. glaberrima* 和 *O. barthii* 也属同样情形。日本学者已将 *O. nivara* 合并到 *O. rufipogon* 中(Morishima *et al.*, 1992; Oka, 1988)。一些学者也将 *O. sativa* 及其野生祖先种作为不同的亚种处理。但大多数学者仍按传统的分类习惯将它们处理成5个独立的种，显然这并没有准确地反映这几个分类等级的亲缘关系。是继续按传统的观念将它们划分成5个独立的种，还是按其物种关系将它们处理为2个种，这将是稻属分类应解决的问题。

4.2 含BB,CC和BBCC基因组物种的分类

迄今，发现含BB基因组的稻属物种只有 *O. punctata*，含CC基因组的物种有 *O. officinalis*, *O. eichingeri* 和 *O. rhizomatis*，而含BBCC基因组的物种有 *O. minuta*, *O. malampuzhaensis* 和 *O. schweinfurthiana*。由于这些物种在形态上有很大的相似性，地理分布多有重叠，染色体倍性变化以及早期标本采集时的定名和鉴定存在一定误差，造成BB、CC和BBCC的物种在分类上存在较大困难。例如，*O. officinalis* 和 *O. minuta*，以及 *O. punctata* 和 *O. schweinfurthiana*(传统上称为四倍体 *O. punctata*)的形态变异有很大的交叉；在含CC基因组的 *O. officinalis* 和 *O. eichingeri* 中都发现了四倍体类型，造成与含BBCC基因组的 *O. malampuzhaensis* 和 *O. schweinfurthiana* 分类鉴定上的混乱。最近，Ge *et al.* (1999a)通过多基因序列的分析表明，BB和CC物种在历史上曾发生过多次的杂交和多倍化事件，其中四倍体 *O. minuta* 是由BB基因组物种作为母本杂交形成的，而四倍体 *O. eichingeri*(应定名为 *S. schweinfurthiana*)则是由CC作为母本杂交形成的。因此，历史上频繁的杂交和多倍化也是造成上述物种分类困难的重要原因。澄清这一组稻属物种的基因组类型、物种形成方式和机制对准确的分类处理非常重要。

4.3 *O. latifolia*, *O. alta* 和 *O. grandiglumis* 的分类处理

Oryza latifolia, *O. alta* 和 *O. grandiglumis* 是分布于拉丁美洲的3个四倍体多年生物种，它们均含有CCDD染色体组而具有很近的亲缘关系。分子证据表明，这3个种是通过单次杂交起源的(Ge *et al.*, 1999a; Wang *et al.*, 1992; Jena & Kochert, 1991)。它们在地理分布上基本重叠(*O. grandiglumis* 的分布区远远小于另外两种)，而在形态上，除 *O. grandiglumis* 具有比较大的不育外稃这一个性状之外，3个种的形态特征非常相似。传统上用来进行分种的检索性状，如株高、叶片宽度以及小穗的形态和大小，均具有很大的变异。印度学者Gopalakrishnan & Sampath(1967)曾对这3个种作了种间杂交和染色体组分析，证明它们之间的生殖隔离并不显著，染色体组之间在减数分裂过程中配对正常(杂种中)，故他们建议将这3个种处理为同一物种下的不同变种。Roy (1966)也曾建议将 *O. latifolia*, *O. alta* 和 *O. grandiglumis* 作为同一种下的不同等级处理。后来的细胞学、同工酶以及近年来的分子证据同样认为，归并这3个种或将其作为种内不同等级处理更为合适(Jena & Kochert, 1991)。

4.4 *O. granulata* 和 *O. meyeriana* 的分类

这2个物种均为二倍体，含GG染色体组(Aggarwal *et al.*, 1997; 表2)，构成了单独的一个组，是稻属中起源最早的类群(Ge *et al.*, 1999a)。自 *Padia meyeriana* 于1846年被正

式发表之后，该组中相继有一些物种被发表，而且在种的分类上有较大的变动（见 Gong *et al*., 2000）。比较广泛被认可的种除了 *O. meyeriana* 以外，还有 *O. abromeitiana* Pord.（见 Sharma & Shastry, 1965; Tateoka, 1963; Roschevicz, 1931）和 *O. granulata*（见 Sharma, Shastry, 1965; Tateoka, 1963; Chevalier, 1932）。但是对这 3 个种的物种界定，曾有过多次的变化，而且所采用的形态指标也有较大的差异。通常仅以小穗的形态和长短来划分这 3 个种(许多系统中只承认 *O. granulata* 和 *O. meyeriana* 这 2 个种)，如 Chang (1988) 将小穗短于 7 mm 的类群作为 *O. granulata*，而小穗长于 7 mm 的作为 *O. meyeriana*，而 Vaughan (1989) 则采取 6.4 mm 作为这 2 个种的分界限，这显然具有很大的人为性。事实上，这些物种不同个体的小穗长度从大于 9 mm 到小于 5 mm，呈连续的变异。因此，仅以小穗的长度来作种的划分标准显然是不合理的。在分类等级上的处理也有较大的差异，Chevalier (1932), Sharma & Shastry (1965), Vaughan (1989, 1994) 以及 Lu (1999) 均只承认了 *O. granulata* 和 *O. meyeriana*，而 Tateoka (1963) 将 *O. meyeriana*, *O. granulata* 和 *O. abromeitiana* 降级处理为亚种，Duistermaat (1987) 则将前二者处理为不同的变种。Gong *et al*. (2000) 对 *O. granulata* 和 *O. meyeriana* 进行了种间杂交和杂种染色体分析，并对这 2 个种及其杂种的 9 个质量性状和 20 个数量性状进行了多元分析，发现 *O. granulata* 和 *O. meyeriana* 不具有生殖隔离，杂种染色体配对正常，而且传统上用作划分种的关键性状小穗长度在形态多元分析中不是决定取样的变异的主要因子。因而他们对该组的现有类群进行了归并，将其他与该组有关的种名均作为 *O. granulata* 的异名(Gong *et al*., 2000)。我们建议将 *O. granulata* 和 *O. meyeriana* 处理为一个种，因而在 ser. *Padia* 中只应包括 *O. granulata* 和另一个含 GG 染色体组(卢宝荣，未发表资料)的旱生野稻物种 *O. neocaledonica*。

4.5 *O. ridleyi* 和 *O. longiglumis* 的分类

Oryza ridleyi 是由 Hook. f. 于 1897 年发表的，是一个分布较广的亚洲物种，除菲律宾之外的东西亚各国都有该种的分布。*O. longiglumis* 是于数十年后由 Jenson 发表的另一个种（见 Vaughan, 1989)。后来多数分类学者将这个种处理在 *Ridleyi* 组或复合体中（Lu, 1999; Vaughan, 1989; Oka, 1988; Sharma & Shastry, 1965; Tateoka, 1964)。*O. longiglumis* 的分布区十分狭小，仅在印度尼西亚的伊里安查亚岛和巴布亚新几内亚几个分布点有报道(据 IRRI，国际稻种基因库和数据库资料)。*O. longiglumis* 在形态上与 *O. ridleyi* 很接近，传统上区分这两个种的形态标准为 *O. ridleyi* 有较大的可育小花，且不孕外稃的长度仅为可育小花长度的 1/3 ~ 1/2，*O. longiglumis* 的可孕小花相对较小，且不孕外稃的长度大于可育小花长度的 1/2 甚或长于小花。

Oryza ridleyi 和 *O. longiglumis* 均为四倍体（2n = 48)，含 HHJJ 染色体组(Ge *et al*., 1999a; Aggarwal *et al*., 1997)。通过我们对这两个物种多个居群的形态学比较、种间杂交和染色体组分析(卢宝荣，未发表资料)发现，小花和不孕外稃的长度及二者之比在同一物种的不同居群之间甚至同一居群内的个体之间都有很大的变异。在 *O. ridleyi* 和 *O. longiglumis* 之间很难找到一个能够区分这两个物种的形态界限。*O. ridleyi* 和 *O. longiglumis* 各居群之间存在着一定的生殖隔离，但这种隔离并不一定存在于这两个种之间，而是出现在空间距离较远的居群之间，也就是说在地理分布距离较远的 *O. ridleyi* 居群之间具有

一定的生殖隔离,而空间距离较近的 *O. ridleyi* 和 *O. longiglumis* 居群之间并无生殖隔离(E. M. Naredo 和卢宝荣, 未发表资料)。同时,这两个物种的杂种中染色体配对也正常,(E. M. Naredo 和卢宝荣, 未发表资料)。上述结果均表明, *O. ridleyi* 和 *O. longiglumis* 虽然在变异的极端个体中,在某一性状上有明显的形态差异,但它们并没有达到物种之间的差异水平,故我们认为应该将这两个种合并,把 *O. longiglumis* 作为 *O. ridleyi* 的异名。

4.6 *Porteresia coarctata*(= *O. coarctata*)的归属问题

在1965年以前的各稻属分类系统中, *Porteresia coarctata* 均被作为稻属中的成员(*Oryza coarctata*)(Sampath, 1962; Tateoka, 1962; Chatterjee, 1948; Chevalier, 1932; Roschevicz, 1931; Prodoehl, 1922)。Tateoka (1965) 在对 *O. coarctata* 的小穗形态、叶片解剖结构和胚形态进行研究之后,认为 *O. coarctata* 应该独立于 *Oryza* 之外而另立一属,因此他将该种上升成为独立的属 *Porteresia* 。虽然仍有一些学者如 Oka (1988) 沿用了 *O. coarctata*,但许多稻属分类系统都接受了 *P. coarctata* 这一处理 (Lu, 1999; Bellon *et al.*, 1998; Vaughan, 1989; Chang, 1988)。

然而,后来的一些研究,特别是分子系统学研究表明, *P. coarctata* 总是与稻属的物种聚在一类,而与稻族的其他属有较远的距离。*P. coarctata* 也是整个稻族中唯一能够成功地与 *Oryza* 的种进行有性杂交而产生杂种的一个属。在 Ge *et al.* (1999a)的稻属分子系统发育研究中,作者采用了2个核基因,即:(*Adh*1、*Adh*2)和1个叶绿体 *mat*K 基因的序列探讨了稻属23个物种以及几个稻族近缘属之间的关系,结果发现在这3个基因树中 *P. coarctata* 总是与 *O. schlechteri* 聚在一起,且统计支持率都较很高,并揭示 *P. coarctata* 和 *O. schlechteri* 均含 HHKK 染色体组。因此作者建议将 *P. coarctata* 重新放回到 *Oryza* 属中。但无论在生境和形态性状方面, *P. coarctata* 都与稻属的其他物种有较大的差异,故其归属问题还有待在获取更多的分子系统学资料后加以确认。

5 结束语

稻属是一个具有很长分类历史,而且和人类的生活密切相关的植物类群。更重要的是由于稻属具有重要的经济价值,染色体组(基因组)又较小,以及水稻作为模式植物的全基因组序列测定即将完成,这些都为在分子水平上作进一步的研究提供了优越的条件。因此,进一步采用分子生物学手段深入探讨稻属及其近缘属的系统发育关系,并在此基础上建立更为合理的分类系统,将是未来稻属研究的关键。

参 考 文 献

Aggarwal R K, Brar D S, Khush G S, 1997. Two new genomes in the *Oryza* complex identified on the basis of molecular divergence analysis using total genomic DNA hybridization. Mol Gen Genet, 254: 1 ~ 12

Aggarwal R K, Brar D S, Nandi S *et al.*, 1999. Phylogenetic relationships among *Oryza* species revealed by AFLP markers. Theor Appl Genet, 98: 1320 ~ 1328

Baillion N, 1894. Histoire des Plantes. Vol. Ⅻ. Paris

Bellon M R, Brar D S, Lu B R *et al.*, 1998. Rice genetic resources. In: Dwoling N G, Greenfield S M, Fischer K S eds. Sustainability of Rice in the Global Food System. California: Pacific Basin Study Center and IRRI, Manila. 251 ~ 283

Brar S D, Khush G S, 1997. Alien introgression in rice. Pl Mol Bio, 35: 35 ~ 47

Chang T T, 1976. The origin, evolution, cultivation, dissemination, and diversification of Asian and African rices. Euphytica, 25: 435 ~ 441

Chang T T, 1985. Crop history and genetic conservation: rice —— a case study. Iowa State J Res, 59:425 ~ 455

Chang T T, 1988. Taxonomic key for identifying the 22 species in the genus *Oryza*. Inter Rice Res News, 13:4 ~ 5

Chatterjee D, 1948. A modified key and enumeration of the species of *Oryza* L. Indian J Agric Sci, 18: 185 ~ 192

Chevalier A, 1932. Nouvelle contribution a l'etude systematique des *Oryza*. Rev Bot Appl Agric Trop, 12: 1014 ~ 1032

Duistermaat H, 1987. A revision of *Oryza* (Gramineae) in Malaysia and Australia. Blumea, 32: 157 ~ 193

Ge S, Sang T, Lu B R *et al*., 1999a. Phylogeny of rice genomes with emphasis on origins of allotetraploid species. Proc Natl Acad Sci USA, 96: 14400 ~ 14405

Ge S, Oliveira G C X, Schaal B A *et al*., 1999b. RAPD variation within and between natural populations of wild rice (*Oryza rufipogon*) from China and Brazil. Heredity, 82: 638 ~ 644

Ghose R L, Ghatge M M B, Subrabmanyan V, 1965. Rice in India. New Delhi: Indian Council of Agriculture Research Press. 507

Gong Y P, Borromeo T, Lu B R, 2000. A biosystematic study of the *Oryza meyeriana* complex (Poaceae). Plant Syst Evol, 224: 139 ~ 151

Gopalakrishnan R, Sampath S, 1967. Taxonomic status and the origin of American tetraploid species of the series *Latifoliae* Tateoka in the genus *Oryza*. Indian J Agric Sci, 37: 465 ~ 475

Greuter W, 2000. International Code of Botanic Nomenclature (Saint Louis Code). Königstein: Koeltz Scientific Books

Jena K K, Kochert G, 1991. Restriction fragment length polymorphism analysis of CCDD genome species of the genus *Oryza* L. Pl Mol Bio, 16: 831 ~ 839

Joshi S P, Gupta V S, Aggarwal R K *et al*., 2000. Genetic diversity and phylogenetic relationship as revealed by inter simple sequence repeat (ISSR) polymorphism in the genus *Oryza*. Theor Appl Genet, 100: 1311 ~ 1320

Juliano A B, Naredo M E B, Jackson M T, 1998. Taxonomic status of *Oryza glumaepatula* Steud. Ⅰ. Comparative morphological studies of New World diploids and Asian AA genome species. Genetic Resources and Crop Evolution, 45: 197 ~ 203

Khush G S, 1977. Disease and insect resistance in rice. Adv Agron, 29: 265 ~ 361

Krishnaswamy N, Chandrasekharan P, 1957. Note on a naturally occurring tetraploid species of *Oryza*. Sci Cult, 23: 309 ~ 310

Launert E, 1965. A survey of the genus *Leersia* in Africa. Senckenb Biol, 46: 129 ~ 153

Li C B, Zhang D M, Ge S *et al*., 2000. Identification of genomic constitution of three tetraploid *Oryza* species through two-probe genomic *in situ* hybridization. Inter Rice Res Notes, 25 (2): 19 ~ 22

Li C B, Zhang D M, Ge S *et al*., 2001. Identification of genome constitution of *Oryza malampuzhaensis*, *O*. *minuta*, and *O*. *punctata* by multicolor genomic *in situ* hybridization. Theor Appl Genet (in press)

Linnaeus C, 1753. Species Plantarum. Vol. Ⅰ. Stockholm

Lu B R, 1999. Taxonomy of the genus *Oryza* (Poaceae): historical perspective and current status. Inter Rice Res Notes, 24: 4 ~ 8

Lu B R, Naredo M E B, Juliano A B *et al*., 1998. Taxonomic status of *Oryza glumaepatula* Steud. Ⅲ. Assessment of genomic affinity among AA genome species from the New World, Asia, and Australia. Genetic Resources and Crop Evolution, 45: 205 ~ 214

Lu B R, Naredo M B E, Juliano A B *et al*., 2000. Preliminary studies on taxonomy and biosystematics of the AA genome *Oryza* species (Poaceae). In: Jacobs S W L, Everett J eds. Grasses: Systematics and Evolution. 51 ~ 58

Morishima H, Sano Y, Oka H I, 1992. Evolutionary studies in cultivated rice and its wild relatives. Oxford Survey of Evolutionary Biology, 8: 135 ~ 184

Naredo M E B, Juliano A B, Lu B R *et al*., 1998. Taxonomic status of *Oryza glumaepatula* Steud. Ⅱ. Hybridization between New World diploids and AA genome species from Asia and Australia. Genetic Resources and Crop Evolution, 45: 205 ~ 214

Normile D, 1997. Archaeology — Yangtze seen as earliest rice site. Science, 275: 309
Oka H I, 1974. Experimental studies on the origin of cultivated rice. Genetics, 78: 475 ~ 486
Oka H I, 1988. Origin of cultivated rice. Tokyo: Japan Scientific Societies Press
Prodoehl A, 1922. Oryzeae monogrphice describuntur. Bot Arch, 1: 211 ~ 224, 231 ~ 256
Roschevicz R I, 1931. A contribution to the study of rice. Trudy Prikl Bot Genet Selek, 27: 3 ~ 133
Roy J K, 1966. Interrelationships of some *Oryza* species as shown by anatomical characters. Oryza, 3: 86 ~ 95
Sampath S, 1962. The genus *Oryza*: its taxonomy and species interrelationships. Oryza, 1: 1 ~ 29
Sampath S, Govindaswami S, 1958. Wild rices of *Oryza* and their relationship to the cultivated varieties. Rice News Teller, 6: 17 ~ 20
Sano Y, 1980. Adaptive strategies compared between the diploid and tetraploid forms of *Oryza punctata*. Bot Mag Tokyo, 93:171 ~ 180
Second G, 1982. Origin of genetic diversity of cultivated rice (*Oryza* spp.): study of the polymorphism scored at 40 isozyme loci. Jpn J Genet, 57: 25 ~ 57
Sharma S D, 1986. Evolutionary trends in genus *Oryza*. Rice Genetics. 1: 59 ~ 66
Sharma S D, Sampath S, 1985. Taxonomy and species relationship. In: Jaiswal P L ed. Rice Research in India. New Delhi: Indian Council of Agricultural Research Press
Sharma S D, Shastry S V S, 1965. Taxonomic studies in the genus *Oryza*. Ⅵ. A modified classification of genus. Indian J Genet, 25: 173 ~ 178
Sharma S D, Shastry S V S, 1972. Evolution in genus *Oryza*. Advancing Frontiers in Cytogenetics. Proc. National Seminar, 1972. New Delhi: Hindustan Pub. Corp. 5 ~ 20
Tateoka T, 1962. Taxonomic studies of *Oryza*. Ⅱ. Several species complexes. Bot Mag Tokyo, 75: 455 ~ 461
Tateoka T, 1963. Taxonomic studies of *Oryza*. Ⅲ. Key to the species and their enumeration. Bot Mag Tokyo, 76: 165 ~ 173
Tateoka T, 1964. Notes on some grasses. XVI. Embryo structure of the genus *Oryza* in relation to systematics. Amer J Bot, 51: 539 ~ 543
Tateoka T, 1965. *Porteresia*, a new genus of Gramineae. Bull Natl Sci Mus Tokyo, 8: 405 ~ 406
Vaughan D A, 1989. The genus *Oryza* L.: current status of taxonomy. IRRI Res. Paper. Ser. 138. Los Banos, Philippines: IRRI
Vaughan D A, 1994. The Wild Relatives of Rice: A Genetic Resources Handbook. Los Banos, Philippines: International Rice Research Institute(IRRI)
Wang Z Y, Second G, Tanksley S D, 1992. Polymorphism and phylogenetic relationships among species in the genus *Oryza* as determined by analysis of nuclear RFLPs. Theor Appl Genet, 83: 565 ~ 581
Yuan L P, 1993. Advantages of and constrains to the use of hybrid rice varieties. In: Wilson K J ed. International Workshop on Apomixis in Rice. Changsha (China): Hunan Hybrid Rice Research Center

(责任编辑 白羽红)